昆虫学报 *Acta Entomologica Sinica*, October 2012, 55(10): 1205 - 1220 ISSN 0454-6296

# 基于防御腺特征的琵甲族属级阶元系统发育关系分析（鞘翅目：拟步甲科）

刘 超，任国栋*

（河北大学生命科学学院，河北保定 071002）

**摘要**：基于16属65种琵甲（含新记述7属）的防御腺特征，探讨了琵甲族（鞘翅目：拟步甲科）的属级系统发育关系。通过对这些种的防御腺着生位置、形状、长度、宽度、囊体间距、囊壁厚度、囊壁花纹、囊壁褶皱等特征进行解剖测量和分析，归纳出族、属级特征。利用SPSS19.0和Hennig86（1.5版）两个软件对选定特征进行聚类分析和系统进化分析，得出琵甲族16属的进化关系为：*Prosodes* > *Blaptogonia* > *Tagonoides* > *Thaumatoblaps* > *Caenoblaps* > *Agnaptoria* > *Asidoblaps* > *Coelocnemodes* > *Dila* > *Gnaptor* > *Blaps* > *Pseudognaptorina* > *Nalepa* > *Belousovia* > *Gnaptorina* > *Itagonia*。基于防御腺形态学数据的琵甲族系统发育分析结果将琵甲族16个属清楚地分开，表明其在分类上具有重要价值。

**关键词**：鞘翅目；拟步甲科；琵甲族；防御腺；系统发育

**中图分类号**：Q969 **文献标识码**：A **文章编号**：0454-6296(2012)10-1205-16

# Phylogenetic analysis of genera of the tribe Blaptini based on the characteristics of defensive glands (Coleoptera: Tenebrionidae)

LIU Chao, REN Guo-Dong* (College of Life Sciences, Hebei University, Baoding, Hebei 071002, China)

**Abstract**: The phylogenetic systematics of 65 species of Blaptini (Coleoptera: Tenebrionidae) belonging to 16 genera (including 7 new recorded genera) was dealt with based on the structure of defensive glands. The characteristics of the glands at the genera and tribal level including gland position, shape, length, width, distance between the two glands, thickness of glands, surface fingerprint whorl and wrinkles were summarized. The phylogenetic relationship of the 16 genera was established using SPSS19.0 and Hennig86 program (version 1.5). The result showed that the evolutionary relationship should be as follows: *Prosodes* > *Blaptogonia* > *Tagonoides* > *Thaumatoblaps* > *Caenoblaps* > *Agnaptoria* > *Asidoblaps* > *Coelocnemodes* > *Dila* > *Gnaptor* > *Blaps* > *Pseudognaptorina* > *Nalepa* > *Belousovia* > *Gnaptorina* > *Itagonia*. The result supports the geographic distribution feature of this group. The 16 genera of Blaptini were clearly separated based on the phylogeny of defensive glands' morphological data, suggesting that these characteristics have important value in taxonomy.

**Key words**: Coleoptera; Tenebrionidae; Blaptini; defensive glands; phylogeny

防御腺形态特征在拟步甲科（Tenebrionidae）一些类群分类中具有重要价值，可用于探讨属级阶元及其以上高级阶元的系统发育关系（Valentine, 1931; Roth, 1943; Kendall, 1968; Tseng *et al.*, 1971; Tschinkel, 1969, 1972, 1975; Tschinkel and Doyen, 1980）。防御腺在分类上的常用特征有：囊体着生位置、囊体数量、囊体长度、囊体宽度、囊体间距、囊体形状和囊体表面花纹等。这些特征已被用于178属247种拟步甲防御腺的分类地位和系统发育关系探讨，证实其有重要分类价值。近年中国学者关注鞘翅目昆虫防御腺的分类和系统发育研究，已将上述特征用于拟步甲科琵甲族（Blaptini）、刺甲族（Platyscelidini）等类群的研究（任国栋等, 2000, 2002; 叶晔等, 2003; 滑会然和任国栋等, 2005; 任国栋和刘春林, 2009），进一步丰富了世界该领域的工作。

基金项目：国家自然科学基金重大项目子课题(31093430)；教育部博士点基金项目（20101301110004）

作者简介：刘超，男，1987年生，天津人，硕士研究生，从事昆虫分类学研究，E-mail: lctjnormal@163.com

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: gdren@hbu.edu.cn

收稿日期 Received: 2012-06-26；接受日期 Accepted: 2012-09-27

琵甲族(Blaptini)是拟步甲科拟步甲亚科(Tenebrioninae)的1个种数中等的类群，全球已记录6亚族27属721种(亚种)，中国已知5亚族20属257种(亚种)，其中11个属58种的防御腺表型特征已有描述，基于其腺体特征的系统发育分析已有初步工作(任国栋等，2002)。但由于标本所限，有关研究仅涉及了11属58种，尚不能完整地反映该族昆虫防御腺的系统发育关系，同时以前的图均为手绘，形态表现不够客观。本文在此基础上，增加5个属(包括国外3个属)，使琵甲族防御腺研究增加到16属65种，其形态特征均采用照片形式，同时增加了聚类分析方面的内容。现一并报道如下。

# 1　材料与方法

## 1.1　材料

本研究选择所用标本主要来自河北大学博物馆昆虫标本室，少数种来自国外专家交换或赠予，共计16属65种(表1)。

**表1　研究标本信息**

**Table 1　Data of specimens used in this study**

| 物种名称 Species name | 采集地点 Collecting locality | 采集日期 Collecting date | 采集人 Collector | 解剖量 Number of specimens examined |
|---|---|---|---|---|
| 郑氏异琵甲 *Thaumatoblaps zhengi* Ren & Luo, 1995 | 新疆伊宁 Yining, Xinjiang | 1990-07-24 | 罗章秀 LUO Zhang-Xiu | 1♀1♂ |
| 贝氏贞琵甲 *Agnaptoria belousovi* G. Medvedev, 2002 | 四川壤塘 Zamtang, Sichuan | 2000-07-12 | 田明义 TIAN Ming-Yi | 1♀1♂ |
| 芒康贞琵甲 *Agnaptoria markama* Shi & Ren, 2005 | 西藏类乌齐 Riwoqê, Tibet | 2008-07-06 | 任国栋 REN Guo-Dong | 1♀1♂ |
| 安多贞琵甲 *Agnaptoria amdoensis* G. Medvedev, 2006 | 青海玛多野牛沟 Yeniugou, Madoi, Qinghai | 2008-07-02 | 任国栋 REN Guo-Dong | 1♀1♂ |
| 黑头贞琵甲 *Agnaptoria nigriceps* Shi & Ren, 2007 | 西藏察隅扎哈 Zaha, Zayü, Tibet | 2005-07-05 | 石爱民 SHI Ai-Min | 1♀1♂ |
| 加斯亚琵甲 *Asidoblaps justa* G. Medvedev, 2007 | 四川小金县美兴 Meixing, Xiaojin, Sichuan | 2009-07-30 | 牛一平，郜振华 NIU Yi-Ping, GAO Zhen-Hua | 1♀1♂ |
| 扁凹亚琵甲 *Asidoblaps expressa* G. Medvedev, 2005 | 甘肃舟曲瓜子沟 Guazigou, Zhugqu, Gansu | 2009-07-11 | 牛一平，郜振华 NIU Yi-Ping, GAO Zhen-Hua | 1♀1♂ |
| 狭长亚琵甲 *Asidoblaps confinis* G. Medvedev, 2005 | 四川丹巴半扇门乡 Banshanmen, Danba, Sichuan | 2009-07-02 | 牛一平，郜振华 NIU Yi-Ping, GAO Zhen-Hua | 1♀1♂ |
| 戴维亚琵甲 *Asidoblaps davidiani* G. Medvedev, 2002 | 四川理县 Lixian, Sichuan | 2009-07-29 | 牛一平，郜振华 NIU Yi-Ping, GAO Zhen-Hua | 1♀1♂ |
| 甘肃亚琵甲 *Asidoblaps gansuensis* G. Medvedev, 2002 | 青海称多称文镇 Chengwen, Chindu, Qinghai | 2009-07-17 | 任国栋 REN Guo-Dong | 1♀1♂ |
| 丹巴亚琵甲 *Asidoblaps danba* G. Medvedev, 2005 | 四川丹巴边耳 Bianer, Danba, Sichuan | 2009-07-05 | 牛一平 NIU Yi-Ping | 1♀1♂ |

**续表 1 Table 1 continued**

| 物种名称<br>Species name | 采集地点<br>Collecting locality | 采集日期<br>Collecting date | 采集人<br>Collector | 解剖量<br>Number of specimens examined |
|---|---|---|---|---|
| 中华亚琵甲<br>*Asidoblaps sinensis* G. Medvedev, 1998 | 四川雅江塔公<br>Tagong, Yajiang, Sichuan | 2008-07-17 | 任国栋<br>REN Guo-Dong | 1♀1♂ |
| 端脊琵甲<br>*Blaps apicecostata* Blair, 1922 | 西藏墨竹工卡<br>Maizhokunggar, Tibet | 2002-07-08 | 任国栋, 巴义彬<br>REN Guo-Dong,<br>BA Yi-Bin | 1♀1♂ |
| 边粒琵甲<br>*Blaps miliaria* Fischer von Waldheim, 1844 | 宁夏盐池大水坑<br>Dashuikeng, Yanchi, Ningxia | 1988-06-28 | 任国栋<br>REN Guo-Dong | 1♀1♂ |
| 拟步行琵甲<br>*Blaps caraboides* Allard, 1882 | 宁夏贺兰山苏峪口<br>Suyukou, Helan Mountain, Ningxia | 1990-07-24 | 任国栋<br>REN Guo-Dong | 1♀1♂ |
| 措那琵甲<br>*Blaps conicum* Ren, 2010 | 西藏错那<br>Cona, Tibet | 2004-06-25 | 石爱民<br>SHI Ai-Min | 1♀1♂ |
| 达氏琵甲<br>*Blaps davidis* Deyrolle, 1878 | 宁夏隆德峰台<br>Fengtai, Longde, Ningxia | 2008-06-30 | 王新谱, 刘晓丽<br>WANG Xin-Pu,<br>LIU Xiao-Li | 1♀1♂ |
| 端肋琵甲<br>*Blaps apicecosta* Blair, 1922 | 西藏那曲西山<br>Xishan, Nagqu, Tibet | 2002-07-08 | 巴义彬, 于洋<br>BA Yi-Bin, YU Yang | 1♀1♂ |
| 钝齿琵甲<br>*Blaps medusula* Kaszab, 1964 | 内蒙古达茂旗<br>Darhan, Inner Mongolia | 2006-07-18 | 任国栋<br>REN Guo-Dong | 1♀1♂ |
| 戈壁琵甲<br>*Blaps gobiensis* Frivaldszky, 1889 | 甘肃瓜洲布隆吉<br>Bulongji, Guazhou, Gansu | 2008-07-31 | 张承礼, 潘昭<br>ZHANG Cheng-Li,<br>PAN Zhao | 1♀1♂ |
| 横条琵甲<br>*Blaps transversimsulcata* Ballion, 1878 | 新疆新源那拉提<br>Narat, Xinyuan, Xinjiang | 2007-08-06 | 张锋<br>ZHANG Feng | 1♀1♂ |
| 尖尾琵甲<br>*Blaps acuminata* Fischer von Waldheim, 1820 | 青海乌兰茶卡镇<br>Chaka, Wulan, Qinghai | 1993-06-29 | 任国栋<br>REN Guo-Dong | 1♀1♂ |
| 日本琵甲<br>*Blaps japonensis* Marseul, 1879 | 贵州习水大白塘<br>Dabaitang, Xishui, Guizhou | 2000-08-13 | 任国栋<br>REN Guo-Dong | 1♀1♂ |
| 喙尾琵甲<br>*Blaps rhynchoptera* Fairmaire, 1886 | 云南维西<br>Weixi, Yunan | 2008-08-06 | 张言山<br>ZHANG Yan-Shan | 1♀1♂ |
| 弯齿琵甲<br>*Blaps femuralis* Fischer von Waldheim, 1844 | 宁夏盐池四墩子<br>Sidunzi, Yanchi, Ningxia | 2008-07-20 | 贾奇<br>JIA Qi | 1♀1♂ |
| 西藏琵甲<br>*Blaps thibetana* Blair, 1922 | 西藏林芝<br>Bayi, Nyingchi, Tibet | 2002-07-02 | 任国栋<br>REN Guo-Dong | 1♀1♂ |
| 细长琵甲<br>*Blaps oblonga* Kraatz, 1883 | 新疆喀什<br>Kashi, Xinjiang | 2006-07-07 | 张锋<br>ZHANG Feng | 1♀1♂ |
| 异形琵甲<br>*Blaps variolosa* Faldermann, 1835 | 宁夏海原术台<br>Shutai, Haiyuan, Ningxia | 2005-07-28 | 任国栋<br>REN Guo-Dong | 1♀1♂ |
| 中华琵甲<br>*Blaps chinensis* Faldermann, 1835 | 江西梅岑<br>Meicen, Jiangxi | 2006-07-31 | 任国栋<br>REN Guo-Dong | 1♀1♂ |

**续表 1 Table 1 continued**

| 物种名称 Species name | 采集地点 Collecting locality | 采集日期 Collecting date | 采集人 Collector | 解剖量 Number of specimens examined |
|---|---|---|---|---|
| 皱纹琵甲 *Blaps rugosa* Gebler, 1825 | 内蒙古白云鄂博 Bayan Obo, Inner Mongolia | 1991-08-03 | 任国栋 REN Guo-Dong | 1♀1♂ |
| 粒点琵甲 *Blaps emoda* Allard, 1880 | 西藏拉萨罗布林卡 Norbulingka, Lhasa, Tibet | 2003-07-24 | 任国栋 REN Guo-Dong | 1♀1♂ |
| 海伦贝琵甲 *Belousovia helenae* G. Medvedev, 2007 | 云南师宗菌子山 Junzi Mountain, Shizong, Yunnan | 2006-07-14 | 毛本勇 MAO Ben-Yong | 1♀1♂ |
| 印氏肋琵甲 *Blaptogonia yini* Ren & Li , 2001 | 西藏南部 South Tibet | 2003-07-14 | 任国栋 REN Guo-Dong | 1♀1♂ |
| 贝氏卵琵甲 *Caenoblaps baeckmanni* Schuster, 1928 | Inkhokvari Village, Tsumadinsky district (Russia) | 1985-06-25 | G. M. Abdurakhmanov | 1♂ |
| 粗糙乾琵甲 *Coelocnemodes aspericollis* Fairmaire, 1886 | 云南会泽海多发 Haiduofa, Huize, Yunnan | 1985-05-20 | 徐正会 XU Zheng-Hui | 1♀1♂ |
| 会泽乾琵甲 *Coelocnemodes huizensis* Ren & Li, 2001 | 云南会泽 Huize, Yunnan | 1985-05-24 | 徐正会 XU Zheng-Hui | 1♀1♂ |
| 弯胫乾琵甲 *Coelocnemodes tibialis* Ren, 2010 | 云南鹤庆马耳山 Maer Mountain, Heqing, Yunnan | 2008-06-22 | 徐吉山 XU Ji-Shan | 1♀1♂ |
| 波密地琵甲 *Dila bomina* Ren & Li, 2001 | 西藏波密 Bowo, Tibet | 2009-07-26 | 任国栋 REN Guo-Dong | 1♀1♂ |
| 宽距格琵甲 *Gnaptor spinimanus* Pallas, 1781 | Selo Bagovitsa, Kamenetsky Uyezd (Russia) | 1895-06-12 | Gr. -Grzhim | 1♂ |
| 费里小琵甲 *Gnaptorina felicitana* Reitter, 1887 | 青海玛多 Madoi, Qinghai | 2009-07-16 | 任国栋 REN Guo-Dong | 1♀1♂ |
| 科小琵甲 *Gnaptorina kozlovi* G. Medvedev, 1998 | 青海称多称文镇 Chengwen, Chindu, Qinghai | 2008-06-30 | 任国栋 REN Guo-Dong | 1♀1♂ |
| 波小琵甲 *Gnaptorina potanini* Reitter, 1889 | 四川松潘安宏乡 Anhong, Songpan, Sichuan | 2008-07-20 | 任国栋 REN Guo-Dong | 1♀1♂ |
| 高山小琵甲 *Gnaptorina montana* G. Medvedev, 1998 | 青海玉树结古镇 Gyêgu, Yushu, Qinghai | 2008-07-03 | 任国栋 REN Guo-Dong | 1♀1♂ |
| 喀小琵甲 *Gnaptorina kashkarovi* G. Medvedev, 1998 | 宁夏隆德 Longde, Ningxia | 2009-08-03 | 王新谱 WANG Xin-Pu | 1♀1♂ |
| 费尔小琵甲 *Gnaptorina fairmairei* Koch, 1965 | 四川甘孜镇 Garzê town, Sichuan | 1999-08-02 | 任国栋 REN Guo-Dong | 1♀1♂ |
| 高山小琵甲 *Gnaptorina montana* G. Medvedev, 1998 | 四川甘孜镇 Garzê town, Sichuan | 2007-05-05 | 任国栋 REN Guo-Dong | 1♀1♂ |
| 黑色小琵甲 *Gnaptorina nigera* Shi, Ren & Merkl, 2007 | 陕西府谷 Fugu, Shaanxi | 2007-05-04 | 任国栋 REN Guo-Dong | 1♀1♂ |
| 莱氏小琵甲 *Gnaptorina reitteri* Koch, 1965 | 贵州习水大白塘 Dabaitang, Xishui, Guizhou | 2000-09-25 | 任国栋 REN Guo-Dong | 1♀1♂ |

**续表 1 Table 1 continued**

| 物种名称<br>Species name | 采集地点<br>Collecting locality | 采集日期<br>Collecting date | 采集人<br>Collector | 解剖量<br>Number of specimens examined |
|---|---|---|---|---|
| 心型小琵甲<br>*Gnaptorina cordicollis* G. Medvedev, 1998 | 青海玉树结古镇<br>Gyêgu, Yushu, Qinghai | 2008-07-03 | 任国栋<br>REN Guo-Dong | 1♀1♂ |
| 圆小琵甲<br>*Gnaptorina cylindricollis* Reitter, 1889 | 宁夏西吉<br>Xiji, Ningxia | 1989-07-25 | 任国栋<br>REN Guo-Dong | 1♀1♂ |
| 宽跗小琵甲<br>*Gnaptorina platytarsia* Li & Ren, 2004 | 西藏江达<br>Jomda, Tibet | 2004-06-06 | 任国栋<br>REN Guo-Dong | 1♀1♂ |
| 巴宿齿琵甲<br>*Itagonia baxoica* Liu & Ren, 2009 | 西藏八宿<br>Baxoi, Tibet | 2009-07-22 | 任国栋，巴义彬<br>REN Guo-Dong,<br>BA Yi-Bin | 1♀1♂ |
| 真齿琵甲<br>*Itagonia mera* G. Medvedev, 1998 | 西藏昌都<br>Qamdo, Tibet | 2009-07-20 | 任国栋<br>REN Guo-Dong | 1♀1♂ |
| 心型齿琵甲<br>*Itagonia cordiformis* Shi & Ren, 2007 | 西藏芒康<br>Markam, Tibet | 2004-06-12 | 任国栋<br>REN Guo-Dong | 1♀1♂ |
| 长圆那琵甲<br>*Nalepa cylindracea* Reitter, 1887 | 西藏昌都<br>Changdu, Tibet | 2004-06-07 | 任国栋<br>REN Guo-Dong | 1♀1♂ |
| 皱纹侧琵甲指名亚种<br>*Prosodes rugulosa rugulosa* Gebler, 1841 | 新疆巩留特克斯<br>Takes, Gongliu, Xizang | 2006-05-31 | 巴义彬<br>BA Yi-Bin | 1♀1♂ |
| 皱纹侧琵甲光亮亚种<br>*Prosodes rugulosa nitidula* Motschulsky, 1859 | 新疆裕民<br>Yumin, Xinjiang | 2009-06-15 | 张承礼，潘昭<br>ZHANG Cheng-Li,<br>PAN Zhao | 1♀1♂ |
| 皱纹侧琵甲隆脊亚种<br>*Prosodes rugulosa degenerata* Semenov, 1894 | 新疆木垒<br>Mori, Xinjiang | 2006-06-17 | 巴义彬<br>BA Yi-Bin | 1♀1♂ |
| 显肋侧琵甲<br>*Prosodes costifera* Kraatz, 1886 | 新疆阿合奇<br>Akqi, Xinjiang | 2006-07-12 | 任国栋，巴义彬<br>REN Guo-Dong,<br>BA Yi-Bin | 1♀1♂ |
| 埃德侧琵甲<br>*Prosodes edmundi* Semenov, 1894 | 新疆博乐赛里木湖<br>Sayram Hu, Bole, Xinjiang | 2006-05-29 | 巴义彬<br>BA Yi-Bin | 1♀1♂ |
| 中亚侧琵甲<br>*Prosodes zarudenyi* G. Medvedev, 1995 | 新疆昭苏坡马镇<br>Poma, Zhaosu, Xinjiang | 2009-06-25 | 张承礼，潘昭<br>ZHANG Cheng-Li,<br>PAN Zhao | 1♀1♂ |
| 里格侧琵甲<br>*Prosodes regeli* Semenov, 1894 | 新疆尼勒克<br>Nilka, Xinjiang | 2006-06-01 | 巴义彬<br>BA Yi-Bin | 1♀1♂ |
| 突颊侧琵甲<br>*Prosodes dilaticollis* Motschulsky, 1860 | 新疆昭苏<br>Zhaosu, Xinjiang | 2006-05-30 | 巴义彬<br>BA Yi-Bin | 1♀1♂ |
| 隆颊伪琵甲<br>*Pseudognaptorina exsertogena* Shi, Ren & Merkl, 2005 | 西藏八宿益庆乡<br>Yiqing, Baoi, Tibet | 2009-07-21 | 任国栋，巴义彬<br>REN Guo-Dong,<br>BA Yi-Bin | 1♀1♂ |
| 宽背塔琵甲<br>*Tagona macrophthalma macrophthalma* Fischer von Waldheim, 1820 | South-eastern Karakum Desert, Repetek, Turkmenistan SSR (now Turkmenistan). | 1936-04-11 | D. Kolachek | 1♂ |

### 1.2 防御腺解剖与处理步骤

(1)由昆虫标本馆获取干制的琵甲族标本，放入75%的酒精液中充分回软，取下防御腺所在的腹部端部3节，置于5% NaOH 溶液中煮沸3~5 min，取出后用蒸馏水清洗2~3次，清除NaOH液；(2)置于体视显微镜(SMZ-B4)下剥离与防御腺无关的组织，获得完整的贮液囊；(3)将其移入1%伊红醇溶液中染色5~10 min，取出并用清水冲洗；再依次放入体积分数为70%、90%和无水乙醇中分别进行10 min，10 min 和3 min 脱水处理；(4)将处理样品置于立体显微镜(LEICA M205A)下观察并拍照。实验完毕后将其保存于盛有甘油的离心管中。

### 1.3 形态特征记述

在解剖镜下按照统一标准(详见下文2.1节"防御腺族级特征")对各代表种的形态特征进行观察，记录各防御腺的着生位置、形状、长度和宽度囊体间距、长度数值，以及囊壁花纹、皱褶和厚度的特征状态，并在比较形态学研究基础上分别归纳出属级特征。

### 1.4 聚类分析

使用SPSS19.0软件的Hierarchical cluster指令，对选自每种的9个防御腺特征进行组间联接法(Between-groups linkage)分析，距离系数采用平方Euclidean距离(Squared Euclidean distance)进行聚类分析，聚类结果以系统树图(dendrogram)的形式表现。

### 1.5 支序分析

每种甲虫选取7个防御腺特征，依次归纳出种征和属征，组成特征值矩阵，采用Hennig86(1.5版)软件包建立合意的支序系统树，根据步长计算数据，分析和推断拟步甲科内各类群之间的系统进化关系并与SPSS19.0软件的分析结果比较。

## 2 结果与分析

### 2.1 防御腺族级特征

通过对中国琵甲族16属(占全球总属数的59.2%)65种防御腺的比较形态学研究，将其族级特征归纳为：防御腺2个，基本对称分布，着生于第Ⅴ可见腹板约1/2处；囊体长袋形、卵圆形、圆锥形或袜套状，开口于囊体基部；长(以囊袋基部至端部直线长度为标准，下同)0.52~3.55 mm，宽(以囊袋最宽处为标准，下同)0.25~1.45 mm；间距(以两囊袋基部之间距离为标准，下同)0.34~1.64 mm；最长达到第Ⅱ可见腹板基部，最短达到第Ⅴ可见腹板基部；囊体表面常有发达的皱褶或环形纹，囊壁薄厚不一(由于囊壁薄厚很难准确测量具体数字，本文统一采用半透明为标准，透明度高于半透明为"较薄"，透明度低于半透明为"较厚")。

经对不同地区采集的标本解剖，发现同种琵甲囊体体积的大小与虫体大小密切相关，一般虫体大者其腺体相较大，反之则小。

### 2.2 属级特征

**2.2.1** 异琵甲属 *Thaumatoblaps* Kaszab & G. Medvedev，1984(图版Ⅰ：1)：任国栋等(2002)以郑氏异琵甲 *Thaumatoblaps zhengi* Ren & Luo，1995为代表描述了该属属征：囊体短袋形或卵圆形，着生于第Ⅴ可见腹板基部1/4，长度达到第Ⅳ可见腹板基部至第Ⅲ可见腹板端部；囊体长2.7 mm，宽2.2 mm，囊间距1.4 mm；囊壁薄，环纹少，有少量皱褶。

**2.2.2** 贞琵甲属 *Agnaptoria* Reitter，1887 (图版Ⅰ：2~5)：任国栋等(2002)以红色贞琵甲 *Agnaptoria rubripes* Reitter，1887为代表描述了该属属征。本文在此基础上新增4种，根据5种防御腺特征归纳属征如下：囊体长袋形，着生于第Ⅴ可见腹板基部1/5~1/3处，长度达到第Ⅳ可见腹板基部至第Ⅲ可见腹板基部；囊体长1.85~5.6 mm，宽0.51~2.4 mm，囊间距0.82~1.3 mm；囊壁较薄，具不规则花纹，有少量皱褶，边缘波齿状。

**2.2.3** 亚琵甲属 *Asidoblaps* Fairmaire，1886(图版Ⅰ：6~12)：任国栋等(2002)以雕翅亚琵甲 *Asidoblaps glyptoptera* Fairmaire，1886为代表，描述了该属属征。本文在此基础上新增7种，根据8种防御腺特征归纳属征如下：囊体长袋形，着生于第Ⅴ可见腹板基部1/5~1/4处，长度达略长于第Ⅳ可见腹板基部；囊体长2.0~3.7 mm，宽0.5~1.4 mm，囊间距1.0~1.1 mm；囊壁略薄，环纹多，有皱褶。

**2.2.4** 琵甲属 *Blaps* Fabricius，1775(图版Ⅰ：13~20；图版Ⅱ：21~31)：任国栋等(2002)以钝齿琵甲 *Blaps* (*Blaps*) *medusula* Skopin，1964和弯齿琵甲 *Blaps femoralis* Fischer von Waldheim，1844为代表，描述了该属属征。本文在此基础上新增19种，根据22种防御腺特征归纳属征如下：囊体卵圆形或长卵形，着生于第Ⅴ可见腹板基部1/2处，长度达第Ⅳ可见腹板中部至第Ⅱ可见腹板端部；囊体长

1.2～4.6 mm，宽 0.32～1.61 mm，囊间距 0.3～1.2 mm；囊壁厚，环纹多，有皱褶。

**2.2.5**　贝琵甲属 *Belousovia* G. Medvedev，2007(图版Ⅱ：32)：本文以海伦贝琵甲 *Belousovia helenae* G. Medvedev，2007 为代表种对其防御腺属征首次报道如下：囊体袜筒形，着生于第Ⅴ可见腹板基部 1/3 处，长度达到第Ⅳ可见腹板基部；囊体长 1.2 mm，宽 0.32 mm，囊间距 0.58 mm；囊壁厚，环纹多，有皱褶。

**2.2.6**　肋琵甲属 *Blaptogonia* G. Medvedev，1998(图版Ⅱ：33)：本文以印氏肋琵甲 *Blaptogonia yini* Ren & Li，2001 为代表，对其防御腺属征首次报道如下：囊体锥形，着生于第Ⅴ可见腹板基部 1/2 处，长度仅达第Ⅴ可见腹板基部；囊体长 1.6～3.0 mm，宽 1.9～2.7 mm，囊间距 0.3～1.0 mm；囊表面有稀疏环状纹。

**2.2.7**　卵琵甲属 *Caenoblaps* Konig，1906(图版Ⅱ：34)：本文以贝氏卵琵甲 *Caenoblaps baeckmanni* Schuster，1928 为代表，对其防御腺属征首次报道如下：囊体长卵形，着生于第Ⅴ可见腹板基部 1/2 处，长度达到第Ⅲ可见腹板基部；囊体长 1.8 mm，宽 0.34 mm，囊间距 0.42 mm；囊壁薄，无花纹，皱褶少。

**2.2.8**　乾琵甲属 *Coelocnemodes* Bates，1879(图版Ⅱ：35～37)：任国栋等(2002)以粗糙乾琵甲 *Coelocnemodes aspericollis* Fairmaire，1886 为代表描述了该属属征。本文在此基础上新增 3 种，根据 4 种的防御腺特征归纳属征如下：囊体长袋形，着生于第Ⅴ可见腹板基部 1/3，长度达到第Ⅱ可见腹板基部至第Ⅲ可见腹板基部；囊体长 4.1 mm，宽 1.1 mm，囊间距 0.5 mm；囊壁厚，环纹少，有皱褶。

**2.2.9**　地琵甲属 *Dila* Fischer von Waldheim，1844(图版Ⅱ：38)：任国栋等(2002)以波密地琵甲 *Dila bomina* Ren & Li，2001 为代表归纳的属征如下：囊体长袋形，着生于第Ⅴ可见腹板基部 1/4 处，长度达到第Ⅲ可见腹板基部；囊体长 8.3 mm，宽 2.0 mm，囊间距 3.2 mm；囊壁厚，环纹少，有皱褶。

**2.2.10**　格琵甲属 *Gnaptor* Brulle，1832(图版Ⅱ：39)：本文以宽距格琵甲 *Gnaptor spinimanus* Pallas，1781 为代表，首次归纳该属的防御腺特征做如下：囊体长袋形，着生于第Ⅴ可见腹板基部 2/3 之前，长度达到第Ⅲ可见腹板的中部；囊体长 1.7 mm，宽 0.47 mm，囊间距 1.14 mm；囊壁厚，有环纹，有皱褶。

**2.2.11**　小琵甲属 *Gnaptorina* Reitter，1887(图版Ⅱ：40；图版Ⅲ：41～51)：任国栋等(2002)以圆小琵甲 *Gnaptorina cylindricollis* Reitter，1889、费里小琵甲 *Gnaptorina felicitana* Reitter，1887 和波小琵甲 Gnaptorina potanini Reitter，1889 为代表，对其属征进行描述。本文在此基础上新增 12 种，根据 15 种防御腺特征归纳属征如下：囊体长袋形或袜筒形，着生于第Ⅴ可见腹板基部 1/5～1/3 处，长度达到第Ⅲ可见腹板近中部至第Ⅲ可见腹板基部；囊体长 1.28～4.5 mm，宽 0.33～1.5 mm，囊间距 0.26～0.7 mm；囊壁厚，有环纹，皱褶明显。

**2.2.12**　齿琵甲属 *Itagonia* Reitter，1887(图版Ⅲ：52～54)：任国栋等(2002)以谢氏齿琵甲 *Itagonia semenovi* Reitter，1889 和原齿琵甲 *Itagonia provostii* Fairmaire，1888 为代表归纳了该属属征。本文在此基础上新增 3 种，根据 5 种防御腺特征归纳属征如下：囊体长袋形或袜筒形，着生于第Ⅴ可见腹板基部的 1/5～1/3 处，长度达到第Ⅲ可见腹板基部至中部；基部外侧有 1 突，囊体长 2.1～3.3mm，宽 0.6～1.4 mm，囊间距 0.2～0.8 mm；囊壁厚，环纹多，有皱褶。

**2.2.13**　那琵甲属 *Nalepa* Reitter，1887(图版Ⅲ：55)：本文以长圆那琵甲 *Nalepa cylindracea* Reitter，1887 为代表，对其防御腺属征首次报道如下：囊体袜筒形，着生于第Ⅴ可见腹板基部 1/2 处，长度达到第Ⅲ可见腹板基部；囊体长 2.3 mm，宽 0.42 mm，囊间距 0.32 mm；囊壁厚,环纹多，有皱褶。

**2.2.14**　侧琵甲属 *Prosodes* Eschscholtz，1829(图版Ⅲ：56～60；图版Ⅳ：61～63)：任国栋等(2002)以北京侧琵甲 *Prosodes* (*Prosodes*) *pekinensis* Fairmaire，1887、埃德侧琵甲 *Prosodes* (*Prosodes*) *edmundi* Semenov，1894、细长侧琵甲 *Prosodes gracilis* Faust，1875、显肋侧琵甲 *Prosodes costifera* Kraatz，1886 和中亚侧琵甲 *Prosodes zarudenyi* G. Medvedev，1995 为代表，对其属征进行了归纳。本文在此基础上新增 8 种，根据 13 种的防御腺特征归纳属征如下：囊体短袋形，着生于第Ⅴ可见腹板基部 1/5～1/3 处，长度仅达到第Ⅴ可见腹板基部至第Ⅳ可见腹板基部；囊体长 1.2～3.5 mm，宽 0.41～2.6 mm，囊间距 0.6～3.5 mm；囊壁薄，无环纹，皱褶不明显。

**2.2.15**　伪琵甲属 *Pseudognaptorina* Kaszab，1977(图版Ⅳ：64)：本文以隆颊伪琵甲 *Pseudognaptorina exsertogena* Shi，Ren & Merkl，2005 为代表，首次归纳该属的防御腺特征如下：囊体长袋形，着生于第Ⅴ可见腹板基部 1/5，长度达到第Ⅲ可见腹板端部

1/3 处；囊体长 0.65 mm，宽 0.45 mm，囊间距 0.22 mm；囊壁厚，花纹多，有皱褶。

**2.2.16** 塔琵甲属 *Tagonoides* Fairmaire，1886（图版Ⅳ：65）：本文以宽背塔琵甲 *Tagona macrophthalma macrophthalma* Fischer von Waldheim，1820 为代表，对该属的防御腺特征做首次归纳如下：囊体短袋形，着生于第Ⅴ可见腹板基部 2/3 处，长度仅达到第Ⅳ可见腹板近基部；囊体长 1.1 mm，宽 0.42 mm，囊间距 0.55 mm；囊壁薄，环纹少，有皱褶。

### 2.3 聚类分析

由琵甲族 16 个属中选取 9 个典型防御腺的贮液囊特征（表 2）并列出其数值表（表 3）。

**表 2 琵甲族 16 属昆虫防御腺特征**
**Table 2 Characteristics of the defensive glands of 16 genera of Blaptini**

| 特征序号 Characteristic no. | 特征描述 Descriptions of characteristics |
|---|---|
| A | 贮液囊呈卵形 Glands ovoid |
| B | 囊体着生于第Ⅴ可见腹板近基部 2/3 之前 Glands located in the front of 2/3 of the base of ventrite Ⅴ |
| C | 贮液囊末端超过第Ⅳ可见腹板基部 The terminal of glands longer than the base of ventrite Ⅳ |
| D | 贮液囊壁厚 The wall of glands thick |
| E | 贮液囊外表具稀疏花纹 The outer surface of glands with sparse ring patterns |
| F | 贮液囊外表具稠密花纹 The outer surface of glands with dense ring patterns |
| G | 贮液囊外表光滑 The outer surface of glands smooth |
| H | 贮液囊外表有少量皱褶 The outer surface of glands with sparse wrinkle |
| I | 贮液囊外表有明显皱褶 The outer surface of glands with obvious wrinkle |

上述数据经 SPSS19.0 聚类分析后得到聚类图（图 1）。由图 1 看出：根据其防御腺特点，16 属琵甲被明显地聚成薄壁少皱褶型和厚壁多纹多皱型两个类型，分别用 a、b 表示：

a. 薄壁少皱褶型：包括异琵甲属 *Thaumatoblaps*，卵琵甲属 *Caenoblaps*，亚琵甲属 *Asidoblaps*，肋琵甲属 *Blaptogonia*，贞琵甲属 *Agnaptoria*，塔琵甲属 *Tagonoides* 和侧琵甲属 *Prosodes* 共 7 属。该类防御腺的共同特征是：贮液囊多为短袋形或卵圆形，长略大于宽，囊壁薄，花纹和皱褶很少。由支序图分析，这 7 个属为琵甲族中较原始类群，尤其是侧琵甲属 *Prosodes*，其囊壁光滑，壁上基本没有花纹和皱褶，是琵甲族中比较简单的一类。

b. 厚壁多纹多皱型：包括乾琵甲 *Coelocnemodes*、地琵甲属 *Dila*、伪琵甲属 *Pseudognaptorina*、贝琵甲属 *Belousovia*、小琵甲属 *Gnaptorina*、齿琵甲属 *Itagonia*、格琵甲属 *Gnaptor*、那琵甲属 *Nalepa* 和琵甲属 *Blaps* 共 9 属。该类防御腺的共同特征是：贮液囊多为长袋形或袜筒形，囊壁厚，花纹多，皱褶多。它们是琵甲族中比较进化的属群，其中小琵甲属 *Gnaptorina*、齿琵甲属 *Itagonia*、那琵甲属 *Nalepa* 和贝琵甲属 *Belousovia* 的贮液囊呈明显呈发达的袜套形，可使贮液量增加，其复杂程度较前一类高。

### 2.4 系统发育分析

以无防御腺的宽漠王属 *Mantichorula* Reitter，1889 为外群，具有防御腺的琵甲族 16 属为内群，每属选取 1 个代表种，按照支序系统学的基本原理，共同特征即为祖征，采用二次性状分布频率分析方法，根据防御腺属征，选取 7 个特征，确定极化方向（表 4）并建立特征矩阵（表 5），用于系统发育分析。

对上述数据使用 Hennig86（1.5 版）有关程序运算，得到 1 棵合意树（图 2），其中 L = 21，CI = 52，RI = 77。图 2 显示被推测的琵甲族 16 属防御腺进化趋势为：*Prosodes* > *Blaptogonia* > *Tagonoides* > *Thaumatoblaps* > *Caenoblaps* > *Agnaptoria* > *Asidoblaps* > *Coelocnemodes* > *Dila* > *Gnaptor* > *Blaps* > *Pseudognaptorina* > *Nalepa* > *Belousovia* > *Gnaptorina* > *Itagonia*。该系统树明显分为 A、B 两个分支：A 分支仅 *Prosodes* 1 属，其贮液囊圆锥形，极为短小，囊壁薄，无环纹，是所有 16 属中比较原始的一类；B 分支由 *Blaptogonia* 等 15 属组成，它们的囊体逐渐增大，由短小到粗大，有简单到复杂，是相对进化的一支，其亲缘关系主要受特征 4（囊壁上具花纹）和特征 5（囊壁上具褶皱）的支持。第二分支包括了大量进化类群，其中 *Blaptogonia* 囊体锥形，长度仅达第Ⅴ可见腹板基部，囊体表面有稀疏环纹，是本支中比较原始的类群；由 *Tagonoides* 与其他属构成的“姊妹群”其囊体变化经过由短到长、由细到粗、

表 3　琵甲族 16 属昆虫防御腺特征值

**Table 3　Characteristics codes of the defensive glands of 16 genera of Blaptini**

| 属名 Genera | 特征编码 Characteristic codes | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | A | B | C | D | E | F | G | H | I |
| 琵甲属 *Blaps* | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 |
| 异琵甲属 *Thaumatoblaps* | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 贞琵甲属 *Agnaptoria* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 |
| 小琵甲属 *Gnaptorina* | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 |
| 齿琵甲属 *Itagonia* | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 |
| 那琵甲属 *Nalepa* | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 |
| 侧琵甲属 *Prosodes* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 伪琵甲属 *Pseudognaptorina* | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 |
| 乾琵甲属 *Coelocnemodes* | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| 地琵甲属 *Dila* | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| 亚琵甲属 *Asidoblaps* | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 肋琵甲属 *Blaptogonia* | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 贝琵甲属 *Belousovia* | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 |
| 塔琵甲属 *Tagonoides* | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 |
| 卵琵甲属 *Caenoblaps* | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 格琵甲属 *Gnaptor* | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 |

0：无此特征 The characteristic absent；1：有此特征 The characteristic present.

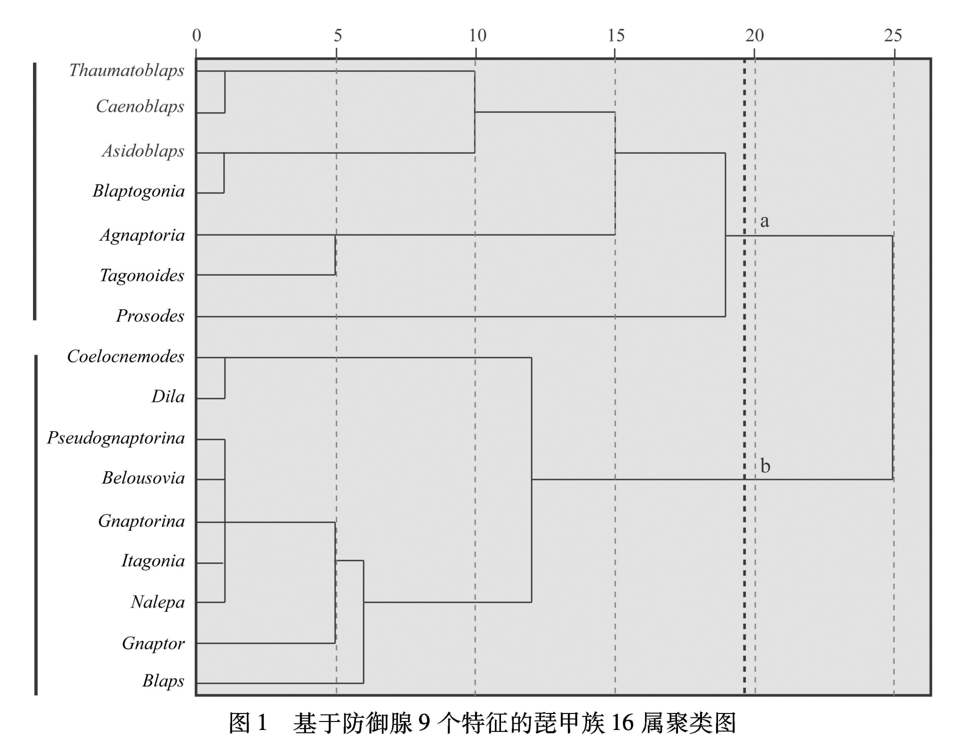



图 1　基于防御腺 9 个特征的琵甲族 16 属聚类图

Fig. 1　Dendrogram of 16 genera of Blaptini based on the 9 characteristics of defensive glands

表 4 用于支序分析的防御腺特征及其状态

**Table 4 Characteristics and their states of the defensive glands used in the cladistic analysis**

| 特征编号<br>Characteristics no. | 特征<br>Characteristics | 特征状态编码<br>Coding of characteristics states | 特征极化方向<br>Polarity |
|---|---|---|---|
| 0 | 贮液囊的着生位置<br>The growth position of the glands | 0 = 第Ⅴ节可见腹板 1/2 及之前处<br>0 = 1/2 of the base of ventrite Ⅴ or in the front of it<br>1 = 第Ⅴ节可见腹板 1/3 及之后处<br>1 = 1/3 of the base of ventrite Ⅴ or behind it | 0→1 |
| 1 | 贮液囊的形状<br>The shape of the glands | 0 = 圆锥形<br>0 = Ovoid<br>1 = 短袋或卵圆形<br>1 = Ovoid or short pocket<br>2 = 长袋形<br>2 = Long pocket<br>3 = 袜筒形<br>3 = Sock shaped | 0→1→2→3 |
| 2 | 贮液囊的长度(相对于可见腹板)<br>The length of the glands(relative to ventrite) | 0 = 末端不超过第Ⅳ可见腹板基部<br>0 = The terminal not reach the base of ventrite Ⅳ<br>1 = 末端超过第Ⅳ可见腹板基部<br>1 = The terminal more than the base of ventrite Ⅳ | 0→1 |
| 3 | 囊壁厚度<br>The thickness of gland wall | 0 = 薄; 1 = 厚<br>0 = Thin; 1 = Thick | 0→1 |
| 4 | 囊壁上的花纹<br>The decorative pattern of the gland wall | 0 = 无; 1 = 少; 2 = 多<br>0 = None; 1 = Less; 2 = More | 0→1→2 |
| 5 | 囊壁上的褶皱<br>The drape of the gland wall | 0 = 无; 1 = 少; 2 = 多<br>0 = None; 1 = Less; 2 = More | 0→1→2 |
| 6 | 贮液囊内侧特征<br>The characteristics of the glands | 0 = 不扩大; 1 = 扩大<br>0 = Not expand; 1 = Expand | 0→1 |

由囊壁薄、环纹少到囊壁变厚、环纹变多的性状衍变系列。在实心节点 2 中，3 个中亚属(*Tagonoides*, *Thaumatoblaps* 和 *Caenoblaps*)彼此靠近；2 个高原属(*Agnoptoria* 和 *Asidoblaps*)互为姊妹群；2 个藏东南属(*Coelocnemodes* 和 *Dila*)和 4 个青藏高原属(*Belousovia* + *Nalepa* + *Gnaptoria* + *Itagonia*)相聚，与任国栋等(2002)基于形态表征的琵甲族系统发育关系的推断相一致。从目前掌握的数据看，我们认为小琵甲属 *Gnaptorina*、齿琵甲属 *Itagonia* 的防御腺最为发达，形状为袜筒形，长度达第Ⅲ可见腹板中部至基部，囊壁厚且花纹褶皱明显，是琵甲族中防御腺最为进化的类群。这两个类群集中分布在青藏高原的东部地区，少量过渡到宁夏南部山区。

# 3 讨论

目前，全球琵甲族共有 27 个属，其中有 20 属在中国有分布。本研究所选取的类群包括绝大部分中国属和少部分中亚属，对于推断琵甲族系统演化关系有很强的代表性。从掌握的防御腺系统发育的相关数据可以看出，琵甲族各属的防御腺形态分化比较明显，可作为区分属级阶元的依据。对于属间防御腺形态差异的形成原因，是个比较复杂的问题，可能与其广泛的陆地分布有关，不同的类群适应不同的生境，面对不同的天敌，逐步形成了不同的防卫形式。防御腺所表现的差异可能伴随着琵甲族昆虫属的多样化分化而分化，形成了多极的进化方向。本研究采用 SPSS19.0 和 Hennig86(1.5 版)2 个软件分别探讨了琵甲族防御腺的系统发生，所得出的结论基本相同。从大类聚合来看，SPSS19.0 主要依据防御腺的壁厚程度和皱褶程度分成两大类；而 Hennig86(1.5 版)分得更细，其反映的属级阶元之间的亲缘关系较前一个软件更接近于作者基

表 5　琵甲族 16 属防御腺特征编码值矩阵

**Table 5　Matrix of characteristic states of defensive glands of 16 genera of Blaptini**

| 属名 Genera | 特征编号与特征状态编码 Characteristic no. and their state codes | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
| 宽漠王属 *Mantichorula* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 琵甲属 *Blaps* | 0 | 2 | 1 | 1 | 2 | 2 | 0 |
| 异琵甲属 *Thaumatoblaps* | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| 贞琵甲属 *Agnaptoria* | 1 | 2 | 1 | 0 | 2 | 1 | 0 |
| 小琵甲属 *Gnaptorina* | 1 | 3 | 1 | 1 | 2 | 2 | 1 |
| 齿琵甲属 *Itagonia* | 1 | 3 | 1 | 1 | 2 | 2 | 1 |
| 那琵甲属 *Nalepa* | 0 | 3 | 0 | 1 | 2 | 2 | 0 |
| 侧琵甲属 *Prosodes* | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 伪琵甲属 *Pseudognaptorina* | 1 | 2 | 1 | 1 | 2 | 2 | 0 |
| 乾琵甲属 *Coelocnemodes* | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 |
| 地琵甲属 *Dila* | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 | 2 | 0 |
| 亚琵甲属 *Asidoblaps* | 1 | 2 | 1 | 0 | 2 | 1 | 1 |
| 肋琵甲属 *Blaptogonia* | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| 贝琵甲属 *Belousovia* | 1 | 3 | 0 | 1 | 2 | 2 | 0 |
| 塔琵甲属 *Tagonoides* | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| 卵琵甲属 *Caenoblaps* | 0 | 2 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 格琵甲属 *Gnaptor* | 0 | 2 | 1 | 1 | 1 | 2 | 0 |

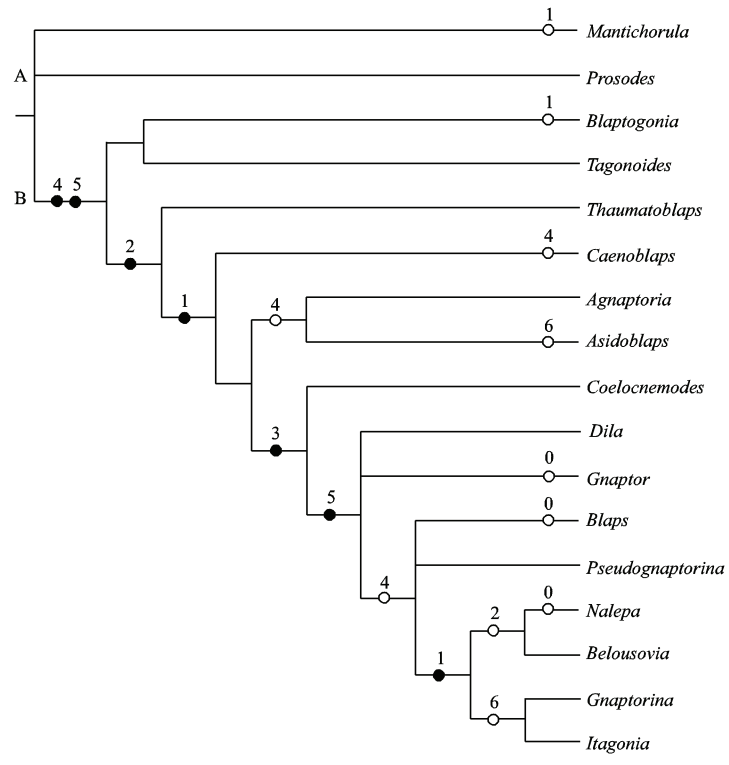



图 2　基于 7 个防御腺特征构建的 16 属琵甲支序图

Fig. 2　Cladogram of 16 Blaptini genera based on 7 characteristics of defensive glands

图中实心圆圈代表共进裔性状；空心圆圈代表非同源形似性状；各分支上的数字代表特征编号(同表 4)。Solid circles indicate synapomorphies. Blank circles indicate homop lasies. The numbers above branches denote the characteristics no. (the same as in Table 4).

于外部形态的琵甲族系统发育关系推断。从各属的地理分布看，两个软件分析的结果基本均将分布在青藏高原及其毗邻地区的、较为进化的琵甲族相关属聚到一块，而将分布在蒙新区和华北区的、较为原始的 Blaps、Prosodes 等类群聚到一块。

对于拟步甲防御腺形态进化的比较研究，目前学术界尚在探索阶段。尽管本研究尽可能地搜集了中国的琵甲种类，并有幸得到 3 个前苏联的特有属，但相较全球已知的 27 属琵甲而言，本研究的属级阶元仅占 59.3%，尚不能反映整个琵甲族的属级进化情况，还需进一步进行完整、系统的研究。由于防御腺表性特征的单一性，目前研究选取的防御腺特征较少，在今后的研究中需要增加扫描电镜技术，观察和揭示贮液囊内壁特征，利用气象色谱技术测定该腺体的分泌物化学成分并进行种类间比较，进而完善对其系统发育关系的探索。

## 参考文献（References）


Hua HR, Ren GD, 2005. A primary study on defensive glands' characters and phylogenetic relationships of twelve species of *Promethis* Pascoe (Coleoptera: Tenebrionidae). In: Ren GD, Zhang RZ, Shi FM eds. Classification and Diversity of Insects in China. China Agricultural Scientech Press, Beijing. 199 - 204. [滑会然，任国栋，2005. 12 种大粉甲属（鞘翅目：拟步甲科）防御腺特征及其进化关系初析. 见：任国栋，张润志，石福明主编. 昆虫分类与多样性. 北京：中国农业科技出版社. 199 - 204]

Kendall DA, 1968. The structure of the defense glands in Alleculidae and Lagriidae (Coleoptera). *Trans. R. Ent. Soc. Lond.*, 120: 139 - 156.

Ren GD, Dong SH, Peng DY, 2000. Study on the defensive glands of the genus *Blaps* Fabricius in China (Coleoptera: Tenebrionidae). *Journal of Hebei University* (*Natural Science Edition*), 20 (Suppl.): 37 - 45. [任国栋，董赛红，彭东颜，2000. 中国琵甲属 *Blaps* Fabricius 防御腺研究（鞘翅目：拟步甲科）. 河北大学学报（自然科学版），20（增刊）：37 - 45]

Ren GD, Liu CL, 2009. Phylogenetic analysis of Chinese genera of the tribe Platyscelidini (Coleoptera: Tenebrionidae) based on the characteristics of defensive glands. *Acta Entamologica Sinica*, 52 (10): 1146 - 1155. [任国栋，刘春林，2009. 基于防御腺特征的中国刺甲族属级阶元系统发育分析（鞘翅目：拟步甲科）. 昆虫学报，52（10）：1146 - 1155]

Ren GD, Yang XJ, Yin H, 2002. Phylogenetic analysis of the tribe Blaptini (Coleoptera: Tenebrionidae) in China based on the defensive glands. *Acta Entomologica Sinica*, 45 (6): 805 - 811. [任国栋，杨秀娟，印红，2002. 基于防御腺的中国琵甲族 Blaptini 系统发育分析（鞘翅目：拟步甲科）. 昆虫学报，45（6）：805 - 811]

Roth LM, 1943. Studies on the gaseous secretion of *Tribolium confusum* Duval. Ⅱ. The odoriferous glands of *Tribolium confusum*. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 36: 397 - 424.

Tschinkel WR, 1969. Phenols and quinones from the defensive secretions of the tenebrionid beetle, *Zophobas rugipes*. *J. Insect Physiol.*, 15: 191 - 200.

Tschinkel WR, 1972. 6-Alkyl-1, 4-naphthoquinones from the defensive secretions of the tenebrionid beetle, *Argoporis alutacea*. *J. Insect Physiol.*, 18: 711 - 722.

Tschinkel WR, 1975. A comparative study of the chemical defense system of tenebrionid beetles: chemistry of the secretions. *J. Insect Physiol.*, 21: 753 - 783.

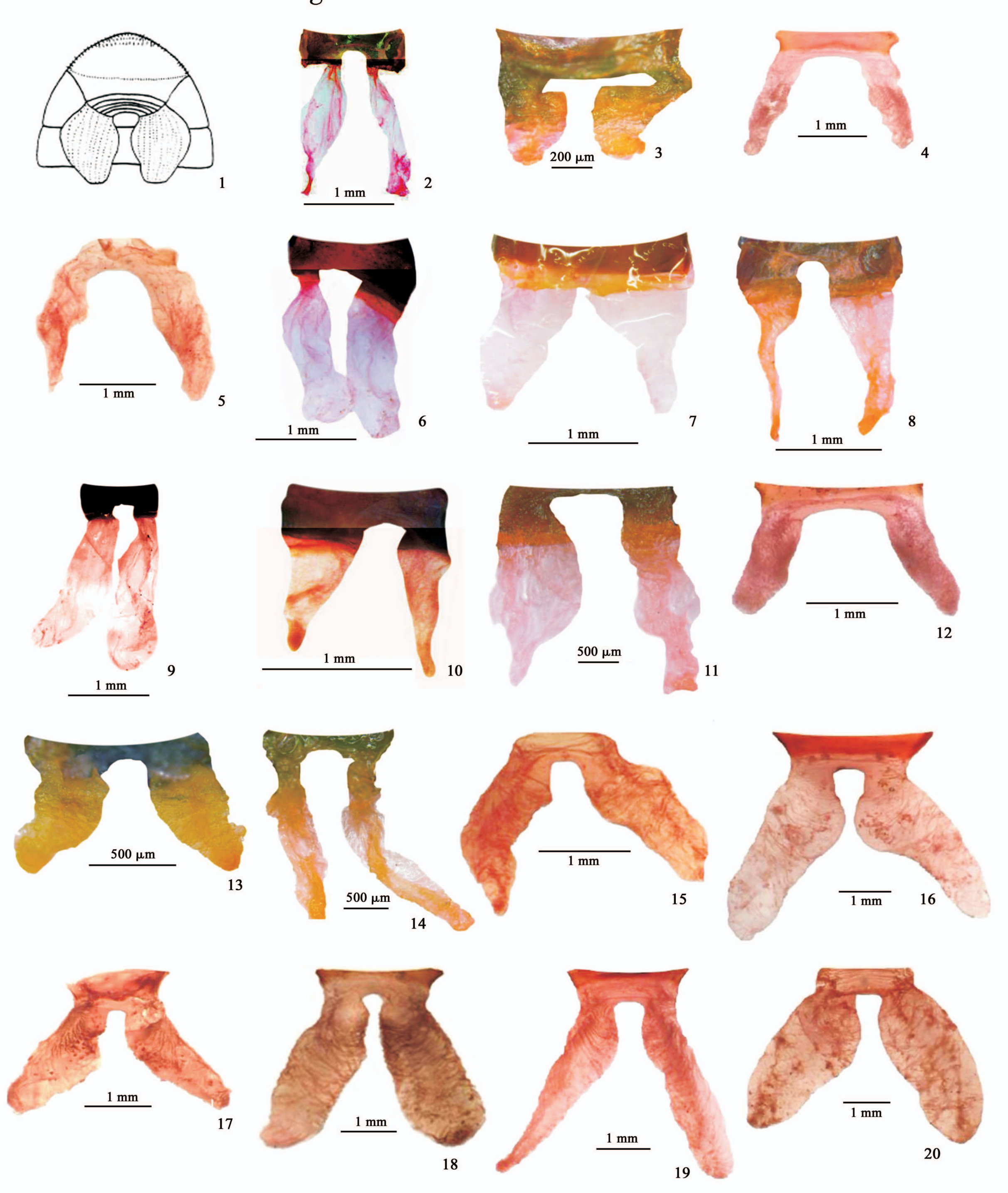
Tschinkel WR, Doyen JT, 1980. Comparative anatomy of the defensive glands, ovipositors and female genital tubes of tenebrionid beetles (Coleoptera). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, 9: 321 - 368.

Tseng YL, Davidson JA, Menze RE, 1971. Morphology and chemistry of the odoriferous gland of the lesser mealworm beetle, *Alphitobius diaperinus* (Coleoptera: Tenebrionidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 64: 425 - 430.

Valentine JM, 1931. The olfactory sense of the adult mealworm beetle *Tenebrio molitor* (Linn.) *J. Exp. Zool.*, 58: 165 - 227.

Ye Y, Jiang P, Ren GD, 2003. Defensive glands characters of 31 genera-darkling beetles and their phylogenetic relationships. *Journal of Hebei University* (*Natural Science Edition*), 23 (3): 279 - 293. [叶晔，蒋鹏，任国栋，2003. 31 属拟步甲的防御腺特征与系统发育关系初析. 河北大学学报（自然科学版），23（3）：279 - 293]


（责任编辑：武晓颖）



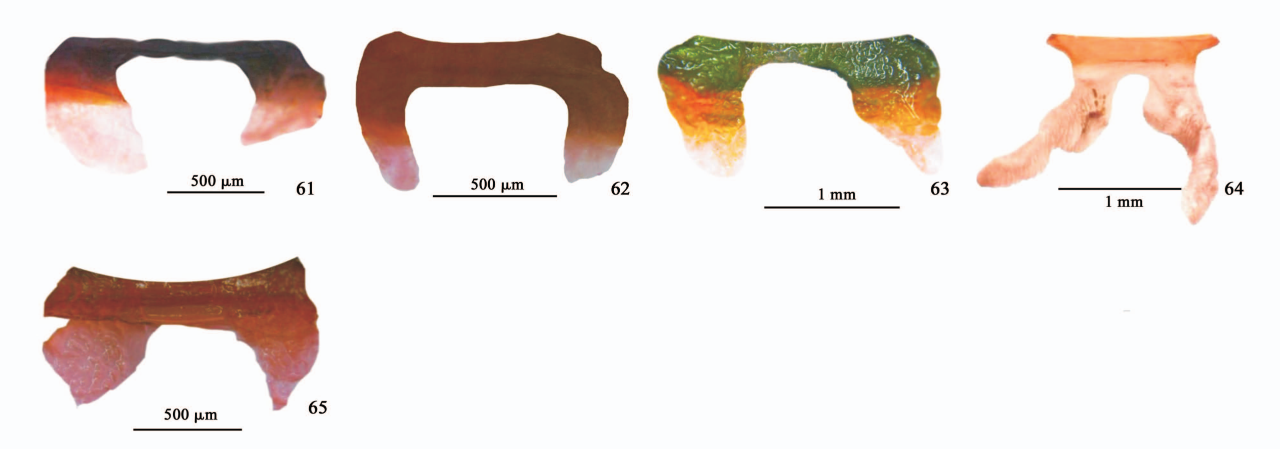

1－20：防御腺 Defensive glands. 1：郑氏异琵甲 *Thaumatoblaps zhengi* Ren & Luo, 1995（引自任国栋等, 2002）；2：贝氏贞琵甲 *Agnaptoria belousovi* G. Medvedev, 2002；3：芒康贞琵甲 *A. markama* Shi & Ren, 2005；4：安多贞琵甲 *A. amdoensis* G. Medvedev, 2006；5：黑头贞琵甲 *A. nigriceps* Shi & Ren, 2007；6：加斯亚琵甲 *Asidoblaps justa* G. Medvedev, 2007；7：扁凹亚琵甲 *A. expressa* G. Medvedev, 2005；8：狭长亚琵甲 *A. confinis* G. Medvedev, 2005；9：戴维亚琵甲 *A. davidiani* G. Medvedev, 2002；10：甘肃亚琵甲 *A. gansuensis* G. Medvedev, 2002；11：丹巴亚琵甲 *A. danba* G. Medvedev, 2005；12：中华亚琵甲 *A. sinensis* G. Medvedev, 1998；13：端脊琵甲 *Blaps apicecostata* Blair, 1922；14：边粒琵甲 *B. miliaria* Fischer von Waldheim, 1844；15：拟步行琵甲 *B. caraboides* Allard, 1882；16：措那琵甲 *B. conicum* Ren, 2010；17：达氏琵甲 *B. davidis* Deyrolle, 1878；18：端肋琵甲 *B. apicecosta* Blair, 1922；19：钝齿琵甲 *B. medusula* Kaszab, 1964；20：戈壁琵甲 *B. gobiensis* Frivaldszky, 1889.




21－40：防御腺 Defensive glands. 21：横条琵甲 *Blaps transversimsulcata* Ballion, 1878；22：尖尾琵甲 *B. acuminata* Fischer von Waldheim, 1820；23：日本琵甲 *B. japonensis* Marseul, 1879；24：喙尾琵甲 *B. rhynchoptera* Fairmaire, 1886；25：弯齿琵甲 *B. femuralis* Fischer von Waldheim, 1844；26：西藏琵甲 *B. thibetana* Blair, 1922；27：细长琵甲 *B. oblonga* Kraatz, 1883；28：异形琵甲 *B. variolosa* Faldermann, 1835；29：中华琵甲 *B. chinensis* Faldermann, 1835；30：皱纹琵甲 *B. rugosa* Gebler, 1825；31：粒点琵甲 *B. emoda* Allard, 1880；32：海伦贝琵甲 *Belousovia helenae* G. Medvedev, 2007；33：印氏肋琵甲 *Blaptogonia yini* Ren & Li, 2001（引自任国栋等，2002）；34：贝氏卵琵甲 *Caenoblaps baeckmanni* Schuster, 1928；35：粗糙乾琵甲 *Coelocnemodes aspericollis* Fairmaire, 1886（引自任国栋等，2002）；36：会泽乾琵甲 *C. huizensis* Ren & Li, 2001；37：弯胫乾琵甲 *C. tibialis* Ren, 2010；38：波密地琵甲 *Dila bomina* Ren & Li, 2001；39：宽距格琵甲 *Gnaptor spinimanus* Pallas, 1781；40：费里小琵甲 *Gnaptorina felicitana* Reitter, 1887.




41－60：防御腺 Defensive glands. 41：科小琵甲 *Gnaptorina kozlovi* G. Medvedev, 1998；42：波小琵甲 *G. potanini* Reitter, 1889；43：高山小琵甲 *G. montana* G. Medvedev, 1998；44：喀小琵甲 *G. kashkarovi* G. Medvedev, 1998；45：费尔小琵甲 *G. fairmairei* Koch, 1965；46：高山小琵甲 *G. montana* G. Medvedev, 1998；47：黑色小琵甲 *G. nigera* Shi, Ren & Merkl, 2007；48：莱氏小琵甲 *G. reitteri* Koch, 1965；49：心型小琵甲 *G. cordicollis* G. Medvedev, 1998；50：圆小琵甲 *G. cylindricollis* Reitter, 1889；51：宽跗小琵甲 *G. platytarsia* Li & Ren, 2004；52：巴宿齿琵甲 *Itagonia baxoica* Liu & Ren, 2009；53：真齿琵甲 *I. mera* G. Medvedev, 1998；54：心型齿琵甲 *I. cordiformis* Shi & Ren, 2007；55：长圆那琵甲 *Nalepa cylindracea* Reitter, 1887；56：皱纹侧琵甲指名亚种 *Prosodes rugulosa rugulosa* Gebler, 1841；57：皱纹侧琵甲光亮亚种 *P. rugulosa nitidula* Motschulsky, 1859；58：皱纹侧琵甲隆脊亚种 *P. rugulosa degenerata* Semenov, 1894；59：显肋侧琵甲 *P. costifera* Kraatz, 1886；60：埃德侧琵甲 *P. edmundi* Semenov, 1894.




61－65：防御腺 Defensive glands. 61：中亚侧琵甲 *Prosodes zarudenyi* G. Medvedev, 1995；62：里格侧琵甲 *P. regeli* Semenov, 1894；63：突颊侧琵甲 *P. dilaticollis* Motschulsky, 1860；64：隆颊伪琵甲 *Pseudognaptorina exsertogena* Shi, Ren & Merkl, 2005；65：宽背塔琵甲 *Tagona macrophthalma macrophthalma* Fischer von Waldheim, 1820.